Underliggende synapomorfi og enestående innvendig parallellisme belyst ved eksempler fra Chironomidae og Chaoboridae

OLE A. SÆTHER

Sæther, O. A.: Underliggende synapomorfi og enestående innvendig parallellisme belyst ved eksempler fra Chironomidae og Chaoboridae. [Underlying synapomorphy and unique inside-parallelism elucidated by examples from Chironomidae and Chaoboridae (Diptera)]. – Ent. Tidskr. 100:173–180. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Holomorphological similarities can be based upon synapomorphies, symplesiomorphies, convergences, or parallelisms (parallel selection or as a result of inherited factors – underlying synapomorphies). Only synapomorphies and underlying synapomorphies indicate genealogical relationships. Separation and recognition of synapomorphies, underlying synapomorphies divisible in outside- and inside-parallelisms, parallel selection, convergence, and secondary reductions are examplified from chironomids and chaoborids. It is pointed out that all terms are relative concepts depending on the inclusiveness of the group studied, that inside-parallelism cannot be separated from synapomorphies when the taxa maintaining the plesiomorphous character alternative is undescribed or extinct, and that inside-parallelisms often may lead to and can explain apparent contradictory synapomorphies.

Ole A. Sæther, Freshwater Institute, Winnipeg, Man., Canada, and Museum of Zoology, N-5014 Bergen/Univ., Norway.

Holomorfologiske likheter kan være basert på synapomorfier, symplesiomorfier, konvergenser, eller parallellismer (Sæther 1979b). Imidlertid så kan parallellismer enten være forårsaket av parallell seleksjon som influerer homologe strukturer eller de kan være et resultat av felles nedarvede genetiske faktorer. Den siste formen for parallellisme har jeg kalt underliggende synapomorfier (Sæther 1977, 1979a, b; Brundin og Sæther 1978).

Blant de holomorfologiske likhetene kan bare synapomorfier og underliggende synapomorfier indikere genealogisk slektskap mellom to grupper eller taksa. Det viktigste fylogenetisk sett er altså ikke å skille mellom konvergens og parallellisme, men mellom karakterer som ikke skyldes nedarvede faktorer, homoplasi, og de som er forårsaket av slike faktorer.

Konvergens kan sies å være resultatet av en parallell seleksjon som påvirker strukturer og organer som er analoge. Parallellisme ved parallell seleksjon påvirker homologe strukturer og organer. Forskjellen mellom konvergens og parallellisme ved parallell seleksjon kan altså være liten og hvorvidt en kaller en slik seleksjon konvergent eller parallell avhenger av hvor snevert en bedømmer likheten. Den kaudolaterale sporen på åttende abdominalsegment av puppen hos underfamilien Chironominae av Chironomidae er antakelig utviklet som omforming av en seta eller ihvertfall en overflatestruktur (Fig. 1). En liknende spore forekommer bare innen slekten *Zalutschia* Lip. av underfamilien Orthocladiinae. Her er imidlertid sporen et resultat av en indre forsterkning av den mesale paratergittranden og altså ikke direkte homolog med sporen hos Chironomini. Sporen hos *Zalutschia* må altså være oppstått ved konvergens. *Zalutschia* har forøvrig et par arter som er de eneste orthocladiiner med rudimentære oceller utviklet som frontaltuberkler og også andre særtrekk som likner de som ellers bare finnes hos Chironominae. Alle disse karakterene er sannsynligvis resultater av parallelle seleksjoner enten ved konvergens eller ved parallellisme. Leveviset hos *Zalutschia* er mer lik det hos Chironominae enn tilfellet er for

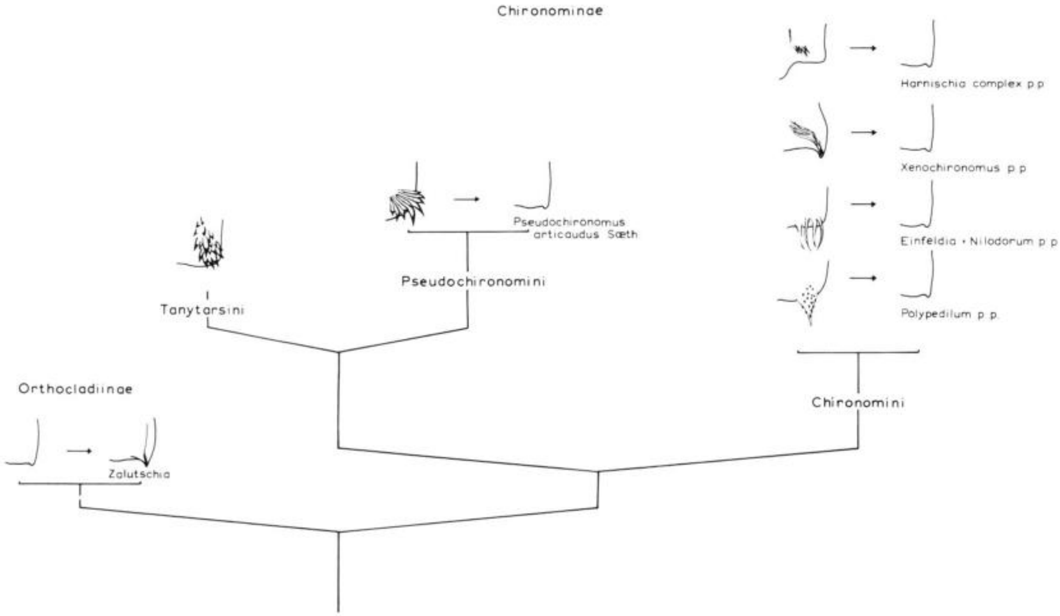


Fig. 1. Kladogram og utvikling av kaudolateral spore på åttende abdominalsegment av puppen i Orthocladiinae pluss Chironominae. Sporen hos *Zalutschia* Lip. er oppstått ved konvergens, sporereduksjoner antakelig både ved underliggende synapomorfi og parallell seleksjon.

Cladogram and development of caudolateral spur of abdominal segment VIII of pupa in Orthocladiinae plus Chironomínae. The spur of *Zalutschia* Lip. is developed by convergence. The spurs are secondarily reduced probably both by underlying synapomorphies and by parallel selection.

de fleste Orthocladiinae, og det er altså mulighet for økologisk tilpasning og seleksjon lik den hos Chironominae. Likevel er muligheten, om enn fjern, tilstede for at tendensen til å få disse særtrekkene er resultatet av en felles arv hos Chironominae og dens søstergruppe Orthocladiinae.

Langt sterkere indikatorer på underliggende synapomorfier kan en finne i hungenitalia hos chironomider. En monofyletisk gruppe av underfamilier består av underfamiliene Buchonomyiinae, Diamesinae, Orthocladiinae, Prodiamesinae og Chironominae. Hos noen eller alle slekter av hver av disse underfamiliene kan gonapofyse VIII være delt i en ventrolateral lobus og en dorsomesal lobus (Sæther 1974, 1977, 1979a, b; Brundin og Sæther 1978). Mellom disse kan det i slekter av hver underfamlie forekomme en såkalt apodem-lobus (Fig. 2; Sæther 1974, 1977, 1979a, b; Brundin og Sæther 1978 fig. 3c). Enkelte slekter kan ha en hårete apodem-lobus (Fig. 2). Videre så kan, i de samme underfamiliene, tergitt IX være delt i to børstebærende forhøyninger. Hverken to-delinger av gonapofyse VIII, av tergitt IX eller en apodemlobus forekommer i de andre underfamiliene (Telmatogetoninae, Tanypodinae, Aphroteniinae og Podonominae) av Chironomidae eller i andre dipterfamilier. Likevel er ingen av disse karaktertrekkene noen ekte synapomorfi ettersom de ikke forekommer i alle slekter og arter i alle underfamiliene. Heller ikke er det muligheter for at de kunne være synapomorfier med sekundære forandringer tilbake til det plesiomorfe mønsteret ettersom det nettopp er de plesiomorfe slektene som mangler disse trekkene. De må altså ha oppstått ved parallellisme. Det er imidlertid høyst usannsynlig at de skulle oppstått uavhengig av hverandre en rekke ganger i hver eneste av fem nært beslektede underfamilier, men aldri utenfor disse underfamiliene. Muligheten for å utvikle karakterene skyldes altså høyst sannsynlig felles nedarvede faktorer. En kan si med Tuomikoski (1967:141) at den underliggende syna-

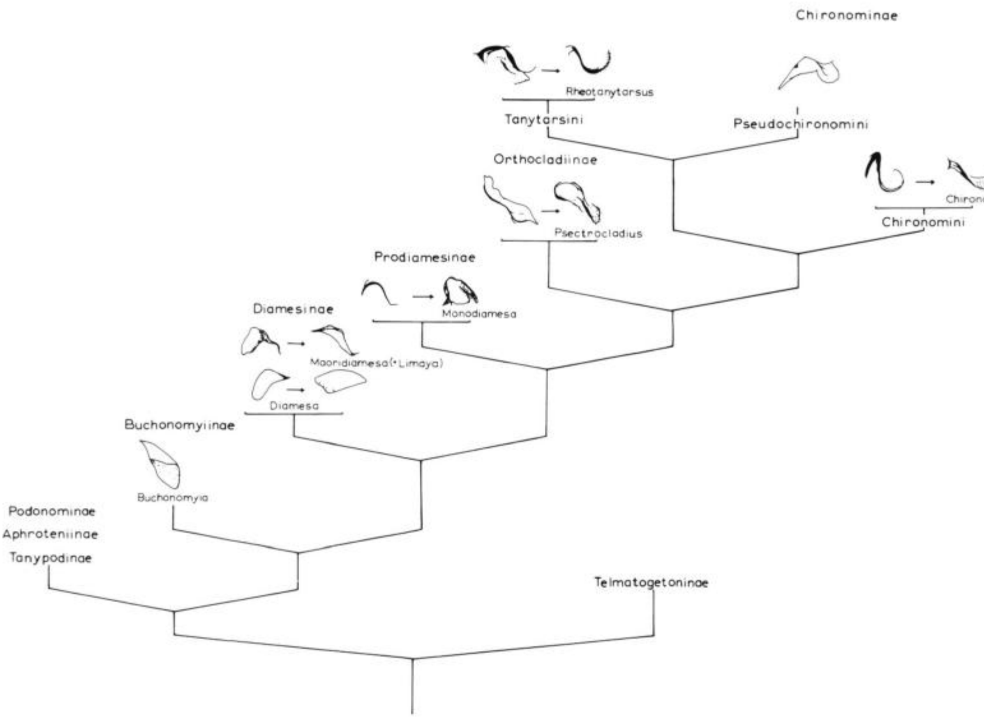


Fig. 2. Kladogram og utvikling av apodem-lob og mikrotrichier på denne i chironomide-underfamilier. Både utvikling av en apodem-lob og av mikrotrichier er underliggende synapomorfier for den monofyletiske gruppen Buchonomyiinae + Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae.

Cladogram and development of an apodeme lobe and of microtrichia on this in subfamilies of Chironomidae. The development of an apodeme lobe as well as of its microtrichia are underlying synapomorphies for the monophyletic group Buchonomyiinae + Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae.

pomorfien består i overensstemmelsen i kapasiteten eller tendensen til å utvikle parallelle apomorfier.

Slike underliggende synapomorfier kan deles i to. De underliggende synapomorfiene kan være tilstede utelukkende innen en bestemt monofyletisk gruppe og er da hva Brundin (1976a, b) kaller enestående innvendige parallellismer. Alle de nevnte underliggende synapomorfiene fra hungenitaliene er samtidig enestående innvendige parallellismer. Ettersom hver enkelt underfamilie er monofyletisk på grunnlag av klare synapomorfier viser de underliggende synapomorfiene monofylien av underfamiliegruppen like bra som ekte synapomorfier.

De underliggende synapomorfiene kan imidlertid også forekomme utenfor bestemte monofyletiske grupper og likevel skyldes felles arv. Dette kalles utvendige parallellismer og er langt vanskeligere å tolke med sikkerhet. Det betyr likevel ikke at de aldri kan benyttes, men att de har samme begrensning som synapomorfier som forekommer i mere enn en gruppe. Schlee (1971, 1975) gir som et av minimumskravene for synapomorfi at avviket ikke skal være funnet i samme form i noe takson utenfor gruppen, uansett hvor fjernt beslektet taksonet måtte være. Det må imidlertid være tilstrekkelig at synapomorfien ikke er funnet i samme form utenfor gruppen i noe takson som kan komme på tale som søstergruppe. Schlee (1978:5) trekker frem bearbeidelsen av Psychodidae i Hennig (1972) som et eksempel på hvordan et synapomorfidiagram skal stilles opp og argumenteres for. Likevel er ingen av de seks karakterene Hennig bruker som synapomorfier for Psychodidae i overensstemmelse med Schlee's minimumskrav. Spesielt en av disse synapomorfiene, reduksjonen av antall semi-

nalkapsler fra 3 til 2, har relevans til den kritikk Schlee (1975, 1978) retter mot Brundin (1966, 1976a, b). Tre seminalkapsler hører til grunnplanet hos Diptera (Hennig 1973, Sæther 1977). Reduksjonen fra 3 til 2 seminalkapsler har imidlertid foregått innen de fleste familier, underfamilier og slekter av Diptera. Ifølge Schlee's minimumskrav kan en altså aldri bruke denne karakteren. Hos fjærmygg er spermatekalsystemet for familien som helhet høyst variabelt (Sæther 1977, 1979a fig. 3). Underfamilien Chironominae har imidlertid et stabilt system med to noenlunde ensartede seminalkapsler og spermatekaldukter med felles åpning. Tanypodinae har også et stabilt system med tre seminalkapsler og tre spermatekaldukter med separate åpninger. Her er det imidlertid ett unntak idet slekten *Telmatopelopia* Fittk. bare har 2 seminalkapsler. Denne slekten er relativt apomorf og langt fjernet fra den hypotetiske Tanypodinae-stamfaren. Reduksjonen hos *Telmatopelopia* kan altså regnes for en klar synapomorfi for slekter innen Tanypodinae ettersom ingen mulige søster-grupper har annet enn 3 kapsler. Ser en derimot på familien som en helhet er reduksjonen hos *Telmatopelopia* en parallellisme ved parallell seleksjon.

Seminalkapselreduksjonen hos Podonominae og dens søstergruppe Aphroteniinae er vanskeligere å fortolke med sikkerhet. I begge disse underfamiliene har noen slekter og arter 3 kapsler, andre 2. Innen underfamiliegruppen Tanypodinae, Aphroteniinae, Podonominae kan reduksjonen være en underliggende synapomorfi (med utvendig parallellisme) for Aphroteniinae + Podonominae. Innen Aphroteniinae har de to mere apomorfe slektene 2 kapsler, den ene mere plesiomorfe 3. Reduksjonen kunne altså regnes for en synapomorfi innen Aphroteniinae. Imidlertid er det bare 8 arter innen underfamilien og bare 3 hunner er beskrevet. Flere arter må beskrives før en her bør bruke en karakter så utsatt for parallellisme. Podonominae har to tribus, Boreochlini hvor nesten alle arter har 3 seminalkapsler (unntak *Boreochlus thienemanni*. Edw., se Sæther 1977:57), og Podonomini med 2 eller 3 kapsler. Dersom en godtar at underfamilien Podonominae er monofyletisk og at de to tribus er søstergrupper så er seminalkapselreduksjonen klart en underliggende synapomorfi for Podonomini ettersom tendensen til reduksjon er tilstede i hver av de to slektsgruppene av Podonomini, men ikke primær hos den eneste mulige søstergruppen. Schlee (1978:8) kritiserer Brundin's (1966:25) bruk av seminalkapselreduksjonen som en synapomorfi innen en av Podonomini-slektsgruppene, og sier at Brundin dermed avgrenser *Rheochlus* Brund. +*Podonomopsis* Brund. som en monofyletisk gruppe. For det første er monofylien bekreftet ved andre synapomorfier (se Brundin 1966:100) og reduksjonen bare brukt som understøttende bevis. For det andre så opptrer reduksjonen som en synapomorfi for de nevnte to slektene dersom slektsgruppen sees isolert. Problemet er bare at det er andre slekter som også kunne være aktuelle søstergruppe-kandidater. Det er klart at slike karakterer må brukes med ytterst varsomhet. Men det er også galt som Schlee å hevde at de bør oversees. De bør brukes, men alle fortolkninger diskuteres. Dette er da også i samsvar med Hennig's (1969, 1972) metoder.

Reduksjonen av seminalkapsler hos underfamiliegruppen Buchonomyiinae + Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae er igjen en utvendig parallellisme. Imidlertid er det klart at den felles stamfar for Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae må ha hatt 3 seminalkapsler og at de 2 tilstede i alle Chironominae kan betraktes som en synapomorfi for underfamilien.

Reduksjons-trend er oftest usikre trend som ikke alltid er like overbevisende. Ofte kan en forklare slike trend ved å legge vekt på andre ting enn selve reduksjonen. Psychodidae f.eks. har spesielle seminalkapsler forskjellige fra andre diptere, og dette er selvsagt en langt bedre synapomorfi enn at antallet er redusert fra 3 til 2.

Innen underfamilien Chironominae er den kaudoanale sporen hos puppen nevnt ovenfor (Fig. 1) redusert flere ganger. Tendensen er spesielt sterk innen den monofyletiske gruppen bestående av *Xenochironomus* Kieff. + *Harnischia* slektskomplekset, og en har her en klart underliggende synapomorfi av betydning selv om utvendig parallellisme forekommer. Det er likevel klart at slike reduksjoner meget lett kan oppstå ved parallelle seleksjoner og spesielt dersom f.eks. mangel eller tilstedeværelse av sporer har økologisk betydning. Hvorfor er ikke så selve sporedannelsen en underliggende synapomorfi for Chironominae? Den forekommer jo ikke i alle medlemmer av underfamilien? Svaret er at den forekommer i alle de mere plesiomorfe artene og at den hypotetiske stamfaren må ha hatt en spo-

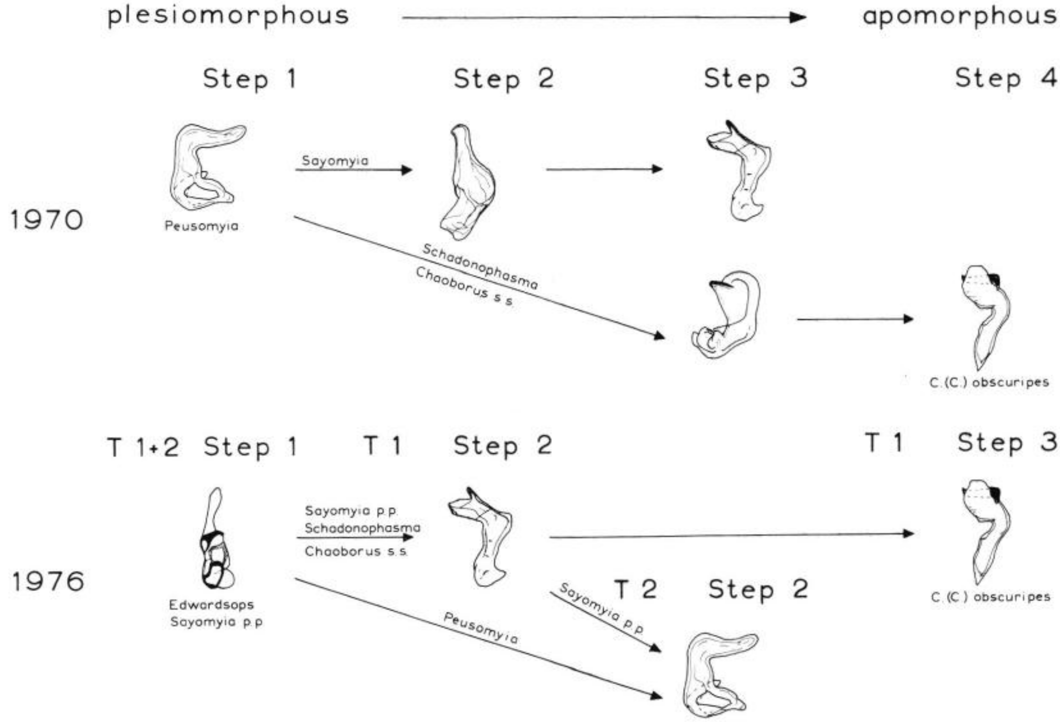


Fig. 3. Mulige trend i utviklingen av penis-skleritt kloen hos *Chaoborus* Licht. med underslekter. Øverst er kloen antatt å ha oppstått to ganger fra en klo-løs skleritt (som i hovedteorien i Sæther, 1970). Nederst er kloen antatt å ha vært til stede ved basis hos den nærmeste stamfaren og flyttet mere apikalt eller sekundært redusert hos etterkommerne (Sæther, 1976). (En tredje teori foreslår *Peusomyia* Sæth. typen som den plesiomorfe med sekundære reduksjoner bare i *Sayomyia Coq*.)

Possible trends in the development of the claw of the penis valve in *Chaoborus* Licht. and its subgenera. In the upper panel the claw is supposed to have developed twice "independently" from a simple valve (i.e. the main theory of Sæther, 1970). In the lower panel the claw is regarded as present near the base in the progenitor and is moved apically or secondarily lost in descendants (Sæther, 1976). (A third theory suggests the *Peusomyia* Sæth. type as the plesiomorphous, with secondary reductions in *Sayomyia Coq*. only).

re. De artene som mangler spore må altså ha fått den sekundært redusert. Underliggende synapomorfier er karakterisert ved at de mere plesiomorfe artene mangler apomorfien og kan på denne måte skilles fra sekundære reduksjoner av synapomorfier.

Utviklingen av en apodem-lobus er som nevnt tidligere en underliggende synapomorfi for en underfamiliegruppe av chironomider (Fig. 2). Innen alle underfamilier som har en apodem-lobus kan denne ha mikrotrichier. Tendensen eller kapasiteten til å få mikrotrichier er altså tilstede innen alle delgruppene og er altså også en underliggende synapomorfi. Selve utformningen av mikrotrichiene er imidlertid en synapomorfi for *Chironomus* slektsgruppen. *Glyptotendipes* Kieff., *Chironomus* Meig., *Kiefferulus* Goetgh. og *Einfeldia* Kieff. har alle en liknende apodemlobus med mikrotrichier arrangert som en børstekam langs den kaudolaterale randen.

Ekte synapomorfier såvel som underliggende synapomorfier er alltid bare sannsynlige, dvs de kan aldri bli fullstendig bevist. De kan imidlertid alltid bli motbevist gjennom at nye stadier eller nye arter blir beskrevet som motsier tidligere resultater. I slekten *Chaoborus* Licht. har penisskleritten hos hannen en kloliknende utvekst (Fig. 3; Sæther 1970, 1976). Ved en revisjon av nearktiske og palaearktiske arter (Sæther 1970) ble det antatt at den plesiomorfe karaktertilstan-

den var at kloen manglet slik som hos underslekten *Peusomyia* Sæth., og at en apikal klo var utviklet parallellt innen *Sayomyia* Coq. på den ene siden og *Schadonophasma* Dyar et Shann. +*Chaoborus* s.s. på den andre. Tendensen til klodannelse var altså betraktet som en underliggende synapomorfi for slekten. I en senere undersøkelse av to arter fra Venezuela, *Chaoborus, (Sayomyia) brasiliensis* (Theob.) og *Chaoborus (Edwardsops) magnificus* Lane (Sæther 1976), ble det imidlertid funnet en klo, men denne var plasert basalt. Ettersom underslekten *Edwardsops* Lane måtte regnes som en plesiomorf søstergruppe av *Sayomyia,* og *C.* (*S.*) *brasiliensis* som mere plesiomorf enn de undersøkte nearktiske artene ble det mest sannsynlig at den felles stamfar for slekten hadde hatt en basal klo som siden ble forskjøvet apikalt og at manglende klo var en sekundær reduksjon (Fig. 3). En noe usikker underliggende synapomorfi ble altså reversert og forvandlet til en mere sikker synapomorfi i dette tilfellet uten å forandre kladogrammet. Det er imidlertid også mulig at det opprinnelige kladogrammet var delvis ukorrekt og at *Peusomyia* pluss deler av den da parafyletiske *Sayomyia* er søstergruppen til de øvrige *Chaoborus* slik som foreslått som en alternativ teori i Sæther (1970:42) og hevdet av Borkent (1979). Dette motsies imidlertid av en rekke andre synapomorfier, og Borkent's kladogram er delvis basert på symplesiomorfier og homoplasi med utelatelse av synapomorfier som ikke passer. Først en undersøkelse av den fullstendige verdensfaunaen kan gi et mere endelig svar. Eksemplet viser at selv en revisjon av den totale holarktiske faunaen kan bli for regional. Enda viktigere er det at fylogenien baseres på alle stadier og begge kjønn. Ofte kan en finne sterke aberrante avvik hos et eller flere stadier basert på spesielle adaptasjoner. Dersom bare disse stadiene danner grunnlaget for kladogrammet vil resultatet ofte bli misvisende. Dette er en større feilkilde enn det å feiltolke enkelte morfokliner eller synapomorfier.

Det er viktig å huske på begreper som synapomorfi, symplesiomorfi, underliggende synapomorfi og parallell seleksjon alle er relative begreper som må sees i forhold til hvilke grupper som behandles. Klarest er dette for de to første. Kaudalssporen hos chironomider er klart en synapomorfi for Chironominae og like klart en symplesiomorfi innen Chironominae. Vanskeligheten med underliggende synapomorfier består i hvorvidt tendensen etter at den har etablert seg fremdeles inneholder muligheten for ikke å vise seg. Kan en slekt med apodem-lobus få etterkommere uten apodem-lobus, uten at dette kan kalles sekundær reduksjon? Svaret synes å være nei. Derimot kan en slekt uten apodem-lobus godt bære i seg en nedarvet tendens til å få en lobus. Hvorvidt den gjør det kan en bare finne ut ved å følge et antall forgreninger. Dersom en aldri får den apomorfe karaktertilstanden så har enten aldri stamfaren vært i besittelse av den apomorfe tendensen eller tendensen har forsvunnet. Dersom en først etter et høyt antall forgreninger finner tendensen (slik som reduksjoner av seminalkapsler hos *Telmatopelopia* av Tanypodinae), så er dette bare tilsynelatende den samme tendensen og i realiteten en nydannelse. Underliggende synapomorfier synes altså å oppføre seg analogt med recessive og dominante alleler.

Schlee's angrep på bruken av underliggende synapomorfier og på bruken av synapomorfier som ikke består i prinsipielt nye og enestående strukturer er et angrep på kladismen som helhet ettersom ingen synapomorfier kan bevises å være sikre og prinsipielt enestående før alle stadier av alle arter som eksisterer eller har eksistert er kjent. Det finnes ingen mulighet for å skille enestående innvendig parallellisme fra ekte synapomorfi dersom en ikke kjenner den eller de artene i gruppen som har beholdt den plesiomorfe karaktertilstanden. Dersom de forholdsvis få hun-imagines innen Buchonomyiinae + Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae som mangler en apodem-lobus var ubeskrevet ville utviklingen av en slik lobus tilfredstille de strengeste krav for synapomorfi. Utviklingen er et prinsipielt ikke gradvis avvik av en ny kompleks struktur tilstede innen hele gruppen, men ikke funnet utenfor gruppen, og det homologe karakteralternativ er tilstede uniformt såvel i søstergruppen som i andre utenforstående grupper. En kunne videre tenke seg at artene med det plesiomorfe karakteralternativ innenfor gruppen døde ut. Kjennskap til alle hun-imagines ville da ikke forhindre at den underliggende synapomorfien ble tolket som ekte synapomorfi. Det er da heller ikke av noen fundamental betydning. Det viktigste ved oppstillingen av et kladogram eller fylogenetisk argumenteringsskjema er at såvel alle trend som passer i skjemaet som de som gir motstridende fortolkninger punktivs og

grundig diskuteres. Underliggende synapomorfier og enestående innvendig parallellisme kan gi forklaringen på at to tilsynelatende meget gode synapomorfier kan gi tilsynelatende motstridende svar. Det må være mere korrekt og ærlig å utnytte gode enestående innvendige parallellismer ved oppbyggingen av et kladogram enn å forklare de trend som ikke passer med den argumentasjon at de skyldes parallellismer.

Summary

Holomorphological similarities can be based upon synapomorphies, symplesiomorphies, convergences, or parallelisms based upon parallel selection or as a result of inherited factors (underlying synapomorphies). Only synapomorphies and underlying synapomoprhies indicate genealogical relationship. The caudolateral pupal spur of *Zalutschia* of Orthocladiinae is not homologous with the spur in Chironominae and thus a result of convergence not parallelism. Underlying synapomorphies are examplified in a monophyletic group of chironomid subfamilies by division of gonapophysis VIII, development of an apodeme lobe, microtrichia on apodeme lobe, and division of tergite IX. These features are present in all subfamilies and never outside (unique inside-parallelism), but are lacking in several plesiomorphic taxa of each. Underlying synapomorphies with outside parallelism is examplified by reduction in number of seminal capsules from 3 to 2 in several Diptera including chironomids. The reduction in *Telmatopelopia* is a synapomorphy inside Tanypodinae, but a parallel selection regarding the family as a whole. The reductions inside Podonominae plus Aphroteniinae are underlying synapomorphies with outside parallelism, although within smaller groups the reductions can be regarded as uncertain synapomorphies. The reduction of the caudolateral pupal spur in *Xenochironomus* plus the *Harnischia* complex is a secondary reduction appearing as an underlying synapomorphy with outside parallelism. Secondary reductions of synapomorphies are separable from underlying synapomorphies since the more plesiomorphic members of the groups has the apomorphous character state while in underlying synapomorphies these may have the plesiomorphous characteristics. Synapomorphies as well as underlying synapomorphies cannot be proven, but can be falsified. The apical claw-like protuberance of the penis valve of some *Chaoborus* was originally (Sæther 1970) thought to have evolved twice parallelly, Later observations (Sæther 1976) indicaed that a basal claw was plesiomorphous and that reductions had taken place twice. The alternate theory in Sæther (1970), maintained by Borkent (1979), suggesting that *Peusomyia* without claw was part of the sister group of remaining subgenera could be valid, but not based on the evidence given by Borkent which are contradictory to other synapomorphies and in part based on symplesiomorphies and homoplasy. Cladograms must be based on studies of all stages and both sexes, and preferably on the total world fauna of the group. Synapomorphy, parallel selection, underlying synapomorphies etc. are relative concepts depending on the group studied. Underlying synapomorphies appear to behave analogous to recessive and dominant alleles. Underlying synapomorphies with unique inside-parallelism are inseparable from synapomorphies when the species maintaining the plesiomorphous character alternative are undescribed or extinct. Unique inside-parallelism explain why apparently good and correctly interpreted synapomorphies may be contradictory.

Litteratur

Borkent, A. 1979. Systematics and bionomics of the species of the subgenus *Schadonophasma* Dyar and Shannon (*Chaoborus*, Chaoboridae, Diptera). – Quest. Ent. 15:122–255.

Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. – K. svenska VetenskAkad. Handl. (4) 11:1–472.

– 1976a. A neocomian chironomid and Podonominae – Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography: – Zool. Scr. 5:139–160.

– 1976b. Parallelism and its phylogenetic significance. Zool. Scr. 5:186.

Brundin, L. & Sæther, O. A. 1978. *Buchonomyia burmanica* sp.n. and Buchonomyiinae, a new subfamily among the Chironomidae (Diptera). – Zool. Scr. 7:269–275.

Hennig, W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. – Senckenberg – Buch 49.

– 1972. Insektfossilien aus der unterer Kreide IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetischen System der

Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). – Stuttg. Beitr. Naturk. 241:1–69.
– 1979. Diptera (Zweiflügler). Handb. Zool., Berlin 4(2), 2(31):1–337.
Schlee, D. 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip. – Aufsätze Red. senckenb. naturforsch. Ges. 20:1–62.
– 1975. Das Problem der Podonominae – Monophylie; Fossiliendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). – Ent. germ. 1:316–351.
– 1978. Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Missverständnissen. – Stuttg. Beitr. Naturk. 320:1–14.
Sæther, O. A. 1970. Nearctic and Palaearctic *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. 134:1–57.
– 1974. Morphology and terminology of female genitalia in Chironomidae (Diptera). – Ent. Tidskr. Suppl. 95:216–223.
– 1976. Two species of *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) from Venezuela. – Acta. biol. venez. 9:195–212.
– 1977. Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. 197:1–209.
– 1979a. Hierarchy of the Chironomidae with special emphasis on the female genitalia. – Ent. scand. Suppl. 10:17–26.
– 1979b. Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. – Zool. Scr. 8:
Tuomikoski, R. 1967. Notes on some principles of phylogenetic systematics. – Ann. ent. fenn. 33:137–147.

Problem vid kladistisk analys av flugfamiljen Chloropidae

HUGO ANDERSSON

Andersson, H. Problem vid kladistisk analys av flugfamiljen Chloropidae. [Problems in cladistic analysis of the fly family Chloropidae (Diptera).] – Ent. Tidskr. 100:180–187. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

In the relatively young taxa as the families of Diptera Cyclorrhapha obviously apomorphic character states are found forming irregular patterns. These patterns of different characters do usually not coincide and thus indicate different phylogenies, they are conflicting evidence. If the mosaic development of apomorphous character states due to genotypic homology is a rule in evolution, it is questionable if it is possible to use Hennig's method to reconstruct phylogeny. The cases where Hennig's method seems to give satifactory results could be due mostly to secondary dichotomy and masked parallelism.

H. Andersson, Zoological Museum, Helgonavägen 3, S-223 62 Lund, Sweden.

Det mänskliga intellektet har egenskapen att vilja gruppera, systematisera, mängden företeelser (föremål och skeenden) omkring oss. Det sker omedvetet och är en absolut nödvändighet för att vi inte andligen skall drunkna i den oerhörda mängd företeelser som omger oss. Det är några typer av egenskaper hos företeelserna som vi därvid subjektivt utnyttjar: *likheter,* med vars hjälp vi slår ihop företeelser eller grupper av företeelser och begreppsmässigt håller dem samman i enheter; och *olikheter,* med vars hjälp vi särskiljer olika företeelser eller grupper av företeelser och förhindrar den motsatta extrema situationen, att allt smälter samman till en enda enhet.

Men de grupper av företeelser, som vi konstruerar med hjälp av begreppen likhet och olikhet är inte fullt homogena. Det kan finnas skillnader mellan elementen i en grupp, en variation. Variationen i detta sammanhang är av två slag. Dels en *kontinuerlig variation,* med ungefär samma storlek på skillnaden mellan de olika enheterna. Dels en *diskontinuerlig variation,* varvid större skillnader finns mellan en del enheter än mellan andra.

Den kontinuerliga variationen upplevs som berättigad inom en grupp. Den diskontinuerliga variationen upplevs som ej berättigad inom en enhetlig grupp. När den förefinns, stimulerar den till uppdelning i undergrupper.

Förenklingen av tillvaron sker inte bara genom att företeelser slås ihop till grupper av samma